ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 51, 3, 2017

УДК 598.2:576.895.1+591.111.1

WARDIUM CIRROSA (CESTODA: APLOPARAKSIDAE): ЛОКАЛИЗАЦИЯ В КИШЕЧНИКЕ СЕРЕБРИСТОЙ ЧАЙКИ И ВЛИЯНИЕ НА ПИЩЕВАРИТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ ХОЗЯИНА

© М. М. Куклина, В. В. Куклин

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН
ул. Владимирская, 17, Мурманск, 183010
E-mail: MM_Kuklina@mail.ru

Поступила 20.01.2017

Исследованы серебристые чайки *Larus argentatus* Баренцева моря — взрослые особи и их птенцы. Установлено, что интенсивность инвазии цестодой *Wardium cirrosa* (Cestoda: Aploparaksidae) у взрослых птиц варьирует в пределах от 2 до 119 экз. (27.0±16.1 экз.), у птенцов — от 6 до 89 экз. (40.0±14.5 экз.). По результатам паразитологического обследования показано, что цестода *W. cirrosa* паразитирует в дистальном отделе тонкого кишечника у взрослых серебристых чаек, а у птенцов — в медиальном и дистальном отделах. Определена активность пищеварительных ферментов (гликозидаз и протеаз) слизистой в трех отделах тонкого кишечника у чаек, зараженных *W. cirrosa* и свободных от инвазии. Показано, что в местах локализации цестод происходят изменения в пищеварительной активности слизистой кишечника птиц по сравнению с показателями незараженных чаек. Определена активность гликозидаз и протеаз в стробиле и на поверхности тегумента *W. cirrosa*. Проанализировано влияние факторов, определяющих местоположение *W. cirrosa* в желудочно-кишечном тракте серебристой чайки.

Ключевые слова: серебристая чайка, *Larus argentatus*, *Wardium cirrosa*, локализация в кишечнике, гликозидазы, протеазы.

Паразитологам издавна известно, что многие виды гельминтов локализуются только в определенных участках органов внутри своих хозяев, поскольку для успешного существования и развития разным паразитам необходимы различные условия (Holmes, 1973). Желудочно-кишечный тракт (ЖКТ) позвоночных животных представляет собой комфортную среду обитания для многих гельминтов, которые достигают половой зрелости и завершают цикл развития именно в органах ЖКТ. Исследователи предполагают, что распределение паразитов в тонкой кишке может зависеть от рациона питания хозяина, особенностей процессов пищеварения, физико-химических условий в различных отделах кишечника, а также определяется физиологическими особенностями и стадией зрелости паразитов (Crompton, 1973; Holmes, 1973; Bush, Holmes, 1986). Буш и Холмс предположили, что характер распределения разных видов цестод в тонком кишечнике морской чернети обусловлен абсорбционной способностью червей (Bush, Holmes, 1986). Установлено также, что локализация ленточных червей *Tetrabothrius erostris* в проксимальном отделе и *Diphyllobothrium dendriticum* в медиальном отделе кишечника у серебристой чайки определяется активностью ферментов и процессами полостного и мембранного пищеварения хозяина (Куклина, Куклин, 2016а, б). Кроме того, местоположение *T. erostris* в медиальном отделе связано со стадией зрелости червей, так как в указанном фрагменте паразитировали главным образом половозрелые особи.

Wardium cirrosa (Cestoda: Aploparaksidae) — один из наиболее распространенных представителей цестодофауны морских птиц Голарктики (Бондаренко, Контримавичус, 2006). *W. cirrosa* паразитирует в желудочно-кишечном тракте крупных чаек (морская и серебристая чайка, бургомистр) Баренцева моря (Куклин, Кисова, 2007; Куклин, 2015). Для серебристой чайки из районов Восточного Мурмана характерны высокие значения количественных показателей зараженности указанными цестодами (экстенсивность инвазии достигает 19.7 %, индекс обилия — 45.1 экз.) (Куклин, Кисова, 2007).

Целью данного исследования было определение особенностей локализации *W. cirrosa* в кишечнике серебристых чаек, а также оценка степени влияния инвазии *W. cirrosa* на пищеварительную активность хозяина.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для настоящей работы собран в ходе береговых экспедиций на побережье Баренцева моря в период с 2010 по 2015 г. Объектом для исследования послужила серебристая чайка (*Larus argentatus*): взрослые особи (n = 16 экз.) и гнездовые птенцы (n = 26 экз.).

Птиц вскрывали в течение 15 мин после усыпления хлороформом для того, чтобы предотвратить перемещение ленточных червей. Извлекали желудочно-кишечный тракт и вырезали тонкий кишечник, который делили на 3 отдела — проксимальный, медиальный и дистальный. Кишечник препарировали, удаляли химус, и из каждого отдела кишечника снимали и замораживали слизистую оболочку для дальнейшего исследования.

Для изучения прочности фиксации пищеварительных ферментов и особенностей гидролиза белков и углеводов на пищеварительно-транспортных поверхностях кишечника чаек и тегумента ленточных червей использовали метод последовательной десорбции ферментов (Кузьмина, 1976). Предложенный метод позволяет изучить как мембранное, так и полостное пищеварение, а также определить качественные и количественные характеристики гидролиза белков и углеводов у птиц и паразитов. Исследуемые образцы (фрагменты кишечника длиной 1—2 см и целые стробилы ленточных червей *W. cirrosa*) помещали в пробирки с 5 мл охлажденного раствора Рингера без глюкозы для теплокровных животных (pH 7.4) и встряхивали на ротаторе Multi Bio RS-24 (Латвия). Фракцию $Д_1$ получали через 30 с, последующие фракции $Д_2$, $Д_3$ и $Д_4$ ($Д_2$—$Д_4$) — через каждые 15 мин. Затем образцы взвешивали и гомогенизировали в 5 мл раствора

Рингера. Фракция $Д_1$ содержит ферменты, локализованные в межворсиночном пространстве и участвующие в полостном пищеварении. Во фракциях $Д_2$—$Д_4$ присутствуют энзимы, адсорбированные на щеточной кайме энтероцитов кишечника и на поверхности тегумента цестод и участвующие в мембранном пищеварении. В дальнейшем фракции $Д_2$—$Д_4$ объединяли для анализа (поэтому в табл. 2 и 3 представлены суммарные значения активностей ферментов). Гомогенат слизистой кишечника птиц (Г) — это фракция, содержащая прочнофиксированные на энтероцитах ферменты, а гомогенат ленточных червей *W. cirrosa* — фракция, содержащая прочносвязанные с покровами паразитов ферменты и ферменты их внутренних органов. Полученные фракции $Д_1$—$Д_4$ и Г замораживали и затем обрабатывали в лабораторных условиях.

В пробах измеряли активность пищеварительных ферментов — протеаз и гликозидаз. Активность протеаз (АП) (активность трипсина КФ 3.4.21.4, химотрипсина КФ 3.4.21.1 и дипептидаз КФ 3.4.13.18) определяли методом Ансона в модификации Л. Н. Алексеенко по приросту тирозина (Anson, 1938; Алексеенко, 1968). В качестве субстрата использовали 1%-ный раствор казеина. Активность протеаз выражали в ммоль тирозина в 1 г ткани за 1 мин. Активность гликозидаз (АГ) (суммарная активность амилазы КФ 3.2.1.1, глюко-амилазы КФ 3.2.1.3 и ферментов группы мальтаз КФ 3.2.1.20) измеряли по приросту гексоз модифицированным методом Нельсона (Уголев, Иезуитова, 1969). В качестве субстрата использовали 1.8%-ный раствор крахмала. Активность гликозидаз выражали в ммоль глюкозы в 1 г ткани за 1 мин. Субстраты были приготовлены на растворе Рингера для теплокровных животных.

Для исследования особенностей пищеварения у серебристой чайки и *W. cirrosa* рассчитан коэффициент Г/П — отношение активности гликозидаз к активности протеаз.

В каждом отделе кишечника проводили паразитологическое исследование. Определяли систематическую принадлежность обнаруженных гельминтов, а также интенсивность инвазии (ИИ — количество экземпляров данного вида паразита в одной особи хозяина).

Впоследствии результаты биохимического анализа сопоставляли с данными паразитологических вскрытий. Обработка результатов выполнена с помощью пакета анализа данных в среде Excel, достоверность различий между сравниваемыми значениями биохимических параметров оценивали по *t*-критерию Стьюдента (Матюшичев, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из 16 взрослых особей серебристых чаек 7 заражены цестодами *Wardium cirrosa* (Cestoda: Aploparaksidae). Интенсивность инвазии *W. cirrosa* варьировала в пределах от 2 до 119 экз. и в среднем составляла 27.0 ± 16.1 экз. Из 26 птенцов серебристой чайки *W. cirrosa* отмечены у 6 особей. Среднее значение ИИ у птенцов было несколько выше: ИИ — 40.0 ± 14.5 экз. (6—89 экз.) Установлено, что *W. cirrosa* паразитирует у взрослых чаек в дистальном отделе тонкого кишечника, а у птенцов — в медиальном и дистальном отделах.

Таблица 1

Активность пищеварительных ферментов слизистой оболочки кишечника у зараженных и незараженных серебристых чаек

Table 1. Activity of digestive enzymes of mucosa in intestine of infected and uninfected herring gulls

Отделы кишечника	Гликозидазы	Протеазы	Г/П
	Птенцы		
Проксимальный	$\frac{2.9 \pm 0.3}{2.6 \pm 0.2}$	$\frac{2.9 \pm 0.25}{2.8 \pm 0.1}$	$\frac{1.0}{0.93}$
Медиальный	$\frac{3.8 \pm 0.3}{2.3 \pm 0.2^*}$	$\frac{3.8 \pm 0.2}{3.9 \pm 0.1}$	$\frac{1.0}{0.59}$
Дистальный	$\frac{2.6 \pm 0.2}{2.2 \pm 0.1}$	$\frac{2.2 \pm 0.3}{4.0 \pm 0.3^*}$	$\frac{1.2}{0.55}$
Суммарная активность	$\frac{9.3 \pm 0.9}{7.1 \pm 0.5^*}$	$\frac{8.9 \pm 0.8}{10.7 \pm 0.6^*}$	
	Взрослые особи		
Проксимальный	$\frac{5.2 \pm 0.49}{4.0 \pm 0.2^*}$	$\frac{3.4 \pm 0.08}{1.3 \pm 0.4^*}$	$\frac{1.5}{3.1}$
Медиальный	$\frac{5.3 \pm 0.5}{3.2 \pm 0.2^*}$	$\frac{3.2 \pm 0.1}{2.5 \pm 0.4^*}$	$\frac{1.6}{1.3}$
Дистальный	$\frac{2.9 \pm 0.2}{1.3 \pm 0.1^*}$	$\frac{2.0 \pm 0.2}{1.9 \pm 0.3}$	$\frac{1.45}{0.68}$
Суммарная активность	$\frac{13.4 \pm 0.9}{8.5 \pm 0.6^*}$	$\frac{8.6 \pm 0.7}{5.7 \pm 0.4^*}$	

Примечание. Здесь и в табл. 2. Над чертой — незараженные птицы, под чертой — зараженные птицы; * — различия достоверны относительно показателей незараженных птиц ($p < 0.05$).

Биохимический анализ показал, что суммарная активность гликозидаз 3 отделов тонкого кишечника у зараженных птиц (и взрослых, и птенцов) была ниже суммарной АГ контрольных особей (табл. 1). Наиболее заметные изменения отмечены для медиального отдела кишечника у птенцов, а также для медиального и дистального отделов взрослых чаек. Суммарная активность протеаз трех отделов кишечника у зараженных птенцов, напротив, была выше суммарной АП у незараженных особей за счет увеличения АП в дистальном отделе кишечника. У зараженных и незараженных взрослых чаек в дистальном отделе кишечника значения активностей протеаз не имели достоверных отличий. Тем не менее в проксимальном и медиальном отделах кишечника у зараженных чаек АП были ниже контрольных значений, что привело к уменьшению суммарной активности протеаз по сравнению с контролем. Следует отметить, что в местах локализации ленточных червей *W. cirrosa* — в медиальном и дистальном отделах кишечника у птенцов, а также в дистальном отделе у взрослых особей — коэффициент Г/П снижался по сравнению со значениями Г/П у птиц, свободных от инвазии, и был меньше 1.

Рассмотрим, как изменяются процессы пищеварения у инвазированных серебристых чаек в местах локализации ленточных червей *W. cirrosa*

Таблица 2

Активность пищеварительных ферментов во фракциях, десорбированных с поверхностей слизистой кишечника серебристой чайки и тегумента *W. cirrosa*

Table 2. Activity of digestive enzymes in fractions desorbed from the surfaces of the intestine of herring gull and tegument of *W. cirrosa*

Поверхность	$Д_1$	$Д_2$—$Д_4$	Г
	Гликозидазы		
	Птенцы		
Медиальный отдел кишечника	$\frac{1.6 \pm 0.2}{1.4 \pm 0.1}$	$\frac{0.1 \pm 0.001}{0.24 \pm 0.01*}$	$\frac{2.0 \pm 0.08}{0.63 \pm 0.01*}$
Тегумент цестод	0.17 ± 0.01	0.08 ± 0.001	0.74 ± 0.05
Дистальный отдел кишечника	0	0	2.6 ± 0.05
	1.0 ± 0.1	0.5 ± 0.03	0.74 ± 0.01*
Тегумент цестод	0.34 ± 0.003*	0.15 ± 0.001	0.9 ± 0.1
	Взрослые особи		
Дистальный отдел кишечника	0	0	2.9 ± 0.2
	0.51 ± 0.01	0.031 ± 0.002	0.74 ± 0.1*
Тегумент цестод	0	0	0.87 ± 0.07
	Протеазы		
	Птенцы		
Медиальный отдел кишечника	$\frac{1.7 \pm 0.2}{3.3 \pm 0.06*}$	$\frac{1.74 \pm 0.12}{0.38 \pm 0.02*}$	$\frac{0.34 \pm 0.03}{0.22 \pm 0.02}$
Тегумент цестод	4.8 ± 0.4*	2.6 ± 0.05	1.3 ± 0.1
Дистальный отдел кишечника	$\frac{1.24 \pm 0.1}{3.2 \pm 0.1*}$	$\frac{0.81 \pm 0.17}{0.53 \pm 0.001*}$	$\frac{0.15 \pm 0.03}{0.28 \pm 0.07*}$
Тегумент цестод	4.25 ± 0.3*	4.3 ± 0.01	1.1 ± 0.05
	Взрослые особи		
Дистальный отдел кишечника	1.1 ± 0.15	0.83 ± 0.08	0.11 ± 0.03
	1.4 ± 0.03	0.36 ± 0.012*	0.18 ± 0.01
Тегумент цестод	1.0 ± 0.1	0.84 ± 0.02	0.77 ± 0.06

(табл. 2). В дистальных отделах кишечника у незараженных птиц (у взрослых и птенцов) активность гликозидаз во фракциях $Д_1$ и $Д_2$—$Д_4$ не зарегистрирована. В то же время у зараженных чаек, независимо от их возраста, усиливаются процессы гидролиза углеводов на поверхности дистального отдела кишечника. Об этом свидетельствует наличие АГ во фракциях $Д_1$ и $Д_2$—$Д_4$ у инвазированных птиц по сравнению с нулевыми контрольными значениями. В медиальном отделе кишечника у зараженных и незараженных птенцов активности гликозидаз во фракции $Д_1$ не имели достоверных различий. Вместе с тем АГ во фракциях $Д_2$—$Д_4$ (показатель активности мембранного пищеварения) у инвазированных птенцов в 2.4 раза превышает аналогичный показатель птенцов, свободных от инвазии ($p < 0.05$). При этом АГ в гомогенатах медиального и дистального отделов у птенцов и дистального отдела у взрослых чаек заметно снижаются относительно

АГ в гомогенатах у незараженных птиц ($p < 0.05$). Установленные изменения приводят к снижению суммарной активности АГ в слизистой кишечника у зараженных чаек (табл. 1).

Процессы гидролиза белков в полости кишечника (полостное пищеварение) протекают наиболее интенсивно у инвазированных птиц в местах локализации *W. cirrosa* (табл. 2). Так, активность протеаз во фракции $Д_1$ у птенцов превышает в медиальном отделе в 1.9 раза, в дистальном — в 2.6 раза ($p < 0.05$), а у взрослых чаек в дистальном отделе — в 1.3 раза (различия недостоверны) аналогичные показатели у контрольных особей. В то же время интенсивность процессов мембранного пищеварения с участием протеаз в указанных отделах снижалась — активность протеаз во фракциях $Д_2$—$Д_4$ у зараженных чаек была ниже при сравнении с аналогичными значениями контроля ($p < 0.05$).

Сравнительный анализ показал, что возраст хозяина и особенности его пищеварения в некоторой степени определяют характеристики пищеварения самих цестод (табл. 2). На поверхности тегумента *W. cirrosa* из медиального и дистального отделов кишечника птенцов активности гликозидаз и протеаз во фракциях $Д_1$ и $Д_2$—$Д_4$ превышают аналогичные значения, обнаруженные у *W. cirrosa* из дистального отдела кишечника взрослых чаек. Так, например, активность гликозидаз не обнаружена во всех десорбированных фракциях с тегумента *W. cirrosa* из дистального отдела кишечника взрослых птиц, в то время как на долю активности гликозидаз во фракциях $Д_1$ и $Д_2$—$Д_4$, десорбированных с тегумента *W. cirrosa* из медиального и дистального отделов птенцов, приходится 25.3 и 35.3 % соответственно от общей активности. Аналогичная тенденция отмечена и для активности протеаз. АП во всех десорбированных фракциях с тегумента *W. cirrosa* из кишечника птенцов значительно превышает АП сходных показателей *W. cirrosa* из кишечника взрослых чаек. Следует отметить, что активность гликозидаз и протеаз в гомогенате червей из разных отделов кишечника птенцов и взрослых серебристых чаек не имела достоверных отличий.

ОБСУЖДЕНИЕ

Цестода *W. cirrosa* использует морских птиц в качестве окончательных хозяев, достигая половозрелого состояния в кишечнике чаек. Для успешного завершения цикла развития ленточным червям необходимо не только противостоять защитным реакциям организма хозяина, но и в агрессивных условиях окружающей среды (пищеварительные ферменты хозяина, иммунный ответ) закрепиться, активно расти и питаться, а также продуцировать большое количество яиц. Известно, что цестоды лишены пищеварительной системы. Предполагают, что паразитирование в кишечнике хозяина с большой доступностью нутриентов упрощает ленточным червям классическую схему пищеварения — паразит утрачивает полостное пищеварение (использует первый этап гидролиза нутриентов хозяина) и при этом сохраняет мембранное пищеварение и механизмы активного транспорта (Уголев, 1985). Предложенная А. М. Уголевым гипотеза (1963) о наличии мембранного пищеварения у паразитических животных получила в дальнейшем экспериментальное подтверждение (Кузьмина, Куперман, 1983; Извекова, 1990, 1991; Куклина, Куклин, 2011). Цестоды адсорбируют на поверхности тела ферменты хозяина и используют их при мембранном пищеварении. Кроме того, обладая уникальной по структуре покровной тканью (тегументом), цестоды наделены высокой абсорбционной способностью, которая позволяет им активно поглощать низкомолекулярные соединения (моносахара, аминокислоты и т. д.) (Dalton et al., 2004). По всей вероятности, приоритетными участками для локализации ленточных червей в кишечнике позвоночных животных следует считать проксимальный и медиальный отделы — благодаря неограниченному количеству нутриентов и высокой активности пищеварительных ферментов хозяина. Ранее отмечено, что в указанных отделах в кишечнике у серебристой чайки паразитируют ленточные черви *Tetrabothrius erostris* и *Diphyllobothrium dendriticum* (Куклина, Куклин, 2016а, б). О локализации *W. cirrosa* в желудочно-кишечном тракте морских птиц в литературе сведений немного. Большинство видов цестод, принадлежащих к сем. Aploparaksidae, обнаружены во второй половине или в последней четверти тонкого кишечника позвоночных животных (Бондаренко, Контримавичус, 2006). Существует упоминание о единичной находке *W. cirrosa* в дистальном отделе кишечника у чайки-хохотуньи (Sanmartin et al., 2005). В ходе настоящего исследования установлено, что ленточные черви *W. cirrosa* паразитируют в дистальном отделе кишечника у взрослых серебристых чаек, а у их птенцов — в медиальном и дистальном отделах.

Рассмотрим, какие факторы могут определять локализацию *W. cirrosa* в кишечнике у серебристых чаек. Кромптон указывал, что расположение гельминтов обычно ограничено тонким кишечником и зависит от физиологии пищеварения хозяина (Crompton, 1973). Поэтому в первую очередь необходимо обратить внимание на особенности пищеварения серебристой чайки. В ходе настоящего исследования показано, что активность пищеварительных ферментов у незараженных чаек обнаружена во всех отделах тонкого кишечника (табл. 1). При этом в дистальных отделах кишечника у взрослых особей и птенцов активность пищеварительных ферментов несколько ниже, чем в проксимальном и медиальном отделах. Более того, в дистальном отделе кишечника у незараженных чаек не отмечены процессы полостного и мембранного пищеварения с участием ферментов гидролиза углеводов. Вместе с тем у чаек, зараженных *W. cirrosa*, в местах локализации цестод в кишечнике зарегистрированы процессы полостного и мембранного пищеварения с участием гликозидаз. Кроме того, в дистальном отделе кишечника позвоночных животных активно протекают процессы всасывания мономеров (моносахаров, аминокислот и т. д.), а также снижена перистальтика кишечника (Duke, 1997).

С другой стороны, сравнительный анализ показал, что из всех исследованных ленточных червей (*T. erostris*, *D. dendriticum* и *W. cirrosa*), паразитирующих в тонком кишечнике у серебристой чайки, стробила *W. cirrosa* обладает наибольшей протеолитической и гликолитической активностью (Куклина, Куклин, 2016а, б) (табл. 3). Установлено, что активность пищеварительных ферментов в стробиле *W. cirrosa* значительно превышает активность пищеварительных ферментов *T. erostris* и *D. dendriticum* и не зависит ни от места локализации в кишечнике, ни от возраста хозяина. Показано также, что процессы мембранного пищеварения на поверхности

Таблица 3

Активность протеаз и гликозидаз, десорбироваиных с поверхности тегумента ленточных червей из кишечника серебристой чайки (данные по *T. erostris* и *D. dendriticum* — по: Куклина, Куклин, 2016а, б)

Table 3. Activity of glycosidases and proteases in fractions desorbed from the surfaces of tegument of cestodes from herring gull (data about *T. erostris* и *D. dendriticum* — by: Kuklina, Kuklin, 2016a, b)

Название цестоды	Возрастной статус хозяина	Место локализации в кишечнике	Фракции		
			Д$_1$	Д$_2$—Д$_4$	Г
			Гликозидазы		
T. erostris	Птенец	Медиальный отдел	0.09 ± 0.01*	0.09 ± 0.001	0.4 ± 0.02*
W. cirrosa	»	То же	0.17 ± 0.003	0.08 ± 0.001	0.74 ± 0.05
W. cirrosa	»	Дистальный отдел	0.34 ± 0.003	0.15 ± 0.001	0.9 ± 0.1
T. erostris	Взрослая особь	Проксимальный отдел	0.1 ± 0.01	0.046 ± 0.001	0.56 ± 0.04**
D. dendriticum	То же	Медиальный отдел	0.03 ± 0.001	0.02 ± 0.001	0.3 ± 0.03**
W. cirrosa	» »	Дистальный отдел	0	0	0.87 ± 0.07
			Протеазы		
T. erostris	Птенец	Медиальный отдел	6.2 ± 0.5*	1.15 ± 0.03*	0.4 ± 0.02*
W. cirrosa	»	То же	4.8 ± 0.4	2.6 ± 0.05	1.3 ± 0.1
W. cirrosa	»	Дистальный отдел	4.25 ± 0.3	4.3 ± 0.01	1.1 ± 0.05
T. erostris	Взрослая особь	Проксимальный отдел	9.7 ± 0.9**	0.53 ± 0.007**	0.52 ± 0.04**
D. dendriticum	То же	Медиальный отдел	4.7 ± 0.2**	0.155 ± 0.01**	0.29 ± 0.01**
W. cirrosa	» »	Дистальный отдел	1.0 ± 0.1	0.84 ± 0.02	0.77 ± 0.06

Примечание. * — различия достоверны относительно показателей *W. cirrosa* из кишечника птенцов ($p < 0.05$); ** — различия достоверны относительно показателей *W. cirrosa* из кишечника взрослых особей ($p < 0.05$).

тегумента *W. cirrosa* с участием протеаз протекают с большей интенсивностью по сравнению с аналогичными показателями цестод *T. erostris* и *D. dendriticum*.

Возможно, *W. cirrosa*, обладая высокой активностью собственных ферментов, эффективно приспособилась к физико-химическим условиям (активность ферментов, перистальтика кишечника) в медиальном и дистальном отделах пищеварительного тракта хозяина.

Ленточные черви *W. cirrosa*, безусловно, влияют на пищеварительную активность хозяина. Показано, что в местах локализации червей снижаются значения коэффициента Г/П, который часто используют для характеристики пищеварения животных. Ранее установлено уменьшение значения коэффициента Г/П в кишечнике животных (морских птиц и пресноводных рыб) при заражении ленточными червями, сколексы которых оснащены прикрепительными образованиями заякоривающегося типа (Извекова, Куклина, 2014). Небольшого размера сколекс *W. cirrosa* вооружен 4 присосками и 10 крючьями аплопараксоидного типа (Бондаренко, Контримавичус, 2006) и, по всей вероятности, способен нарушить целостность мембран энтероцитов, тем самым увеличивая активность протеолитических ферментов в просвете кишечника. Кроме того, в участках локализации *W. cirrosa* в кишечнике у серебристой чайки уменьшалась активность гликозидаз, что также приводило к снижению коэффициента Г/П. Возможно, это связано с тем, что процессы полостного и мембранного пищеварения гликозидаз протекали у инвазированных чаек с большей интенсивностью по сравнению с незараженными птицами.

Таким образом, установлено, что *W. cirrosa* паразитирует в дистальном отделе кишечника у взрослых особей и птенцов серебристой чайки, а также отмечен у птенцов в медиальном отделе. Локализация *W. cirrosa* в кишечнике птиц определяется особенностями пищеварения хозяина и высокой активностью собственных пищеварительных ферментов червей. Кроме того, в местах паразитирования *W. cirrosa* происходят изменения в пищеварительной активности слизистой кишечника хозяина — серебристой чайки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность администрации и сотрудникам Кандалакшского государственного природного заповедника за помощь в проведении полевых работ.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 15-04-02474а).

Список литературы

Алексеенко Л. Н. 1968. Определение активности протеиназ по расщеплению белковых субстратов. В кн.: Современные методы в биохимии. М.: Медицина. Т. 2. 117.

Бондаренко С. К., Контримавичус В. Л. 2006. Аплопараксиды диких и домашних птиц. Основы цестодологии. Т. 14. М.: Наука. 443 с.

Кузьмина В. В. 1976. Применение метода последовательной десорбции α-амилазы с отрезка кишки при изучении мембранного пищеварения у рыб. Вопросы ихтиологии. 16 (5): 944—946.

Кузьмина В. В., Куперман Б. И. 1983. Сравнительная характеристика мембранного пищеварения у цестод и их хозяев — рыб. Паразитология. 18 (6): 436—442.

Извекова Г. И. 1990. Динамика десорбции карбогидраз с поверхности кишечника рыб и паразитирующих в них цестод. Паразитология. 24 (6): 485—491.

Извекова Г. И. 1991. Некоторые характеристики гидролиза белков на пищеварительно-транспортных поверхностях цестоды *Eubothrium rugosum* и кишечника ее хозяина — налима. Паразитология. 25 (3): 244—249.

Извекова Г. И., Куклина М. М. 2014. Заражение цестодами и активность пищеварительных гидролаз позвоночных животных. Успехи современной биологии. 134 (3): 304—315.

Куклин В. В. 2015. Особенности гельминтофауны морских птиц и реализации жизненных циклов паразитов в прибрежье Мурмана (Баренцево море) в зимний период. Доклады Академии наук. 461 (5): 612—615.

Куклин В. В., Кисова Н. Е. 2007. Гельминтофауна чаек рода *Larus* Баренцева моря. Вестник Южного научного центра. 3 (2): 64—71.

Куклина М. М., Куклин В. В. 2011. Особенности гидролиза белков на пищеварительно-транспортных поверхностях кишечника моевки *Rissa tridactyla* и паразитирующей в нем *Alcataenia larina* (Cestoda: Dilepididae). Известия РАН. Серия биологическая. 5: 550—556.

Куклина М. М., Куклин В. В. 2016а. Активность пищеварительных ферментов как определяющий фактор в распределении *Tetrabothrius erostris* (Cestoda: Tetrabothriidae) в кишечнике серебристой чайки. Биология внутренних вод. 2: 82—88.

Куклина М. М., Куклин В. В. 2016 б. Паразитирование *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda: Diphyllobothriidae) в кишечнике серебристой чайки *Larus argentatus*: особенности локализации и трофические аспекты. Известия РАН. Серия биологическая. 4: 389—395.

Матюшичев В. Б. 1990. Элементы статистической обработки результатов биохимического эксперимента. Учебное пособие. Л.: Изд-во ЛГУ. 132 с.

Уголев А. М. 1963. Пристеночное (контактное) пищеварение. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 170 с.

Уголев А. М., Иезуитова Н. Н. 1969. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз. В кн.: Исследование пищеварительного аппарата у человека (обзор современных методов). Л.: Наука. 187—192.

Уголев А. М. 1985. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: Элементы современного функционализма. Л.: Наука. 544 с.

Anson M. 1938. The estimation of pepsin, tripsin, papain and eathepsin with hemoglobin. Journal of General Physiology. 22 (1): 79—83.

Bush A. O., Holmes J. C. 1986. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. Canadian Journal of Zoology. 64: 142—152.

Crompton D. T. W. 1973. The sites occupied by some parasitic helminthes in the alimentary tract of vertebrates. Biological Reviews. 48: 27—83.

Dalton J. P., Skelly P., Halton D. W. 2004. Role of the tegument and gut in nutrient uptake by parasitic platyhelminths. Canadian Journal of Zoology. 82: 211—232.

Duke G. E. 1997. Gastrointestinal physiology and nutrition in wild birds. Proceeding of the Nutrition Society. 56: 1049—1056.

Holmes J. C. 1973. Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminths communities. Canadian Journal of Zoology. 51: 333—347.

Sanmartin M. I., Cordeiro J. A., Àlvarez M. F., Leiro J. 2005. Helminth fauna of the yellow-legged gull *Larus cachinnans* in Galicia, north-west Spain. Journal of Helminthology. 79: 361—371.

WARDIUM CIRROSA (CESTODA: APLOPARAKSIDAE): LOCALIZATION IN THE INTESTINE OF THE HERRING GULL AND IMPACT ON DIGESTIVE ACTIVITY OF THE HOST

M. M. Kuklina, V. V. Kuklin

Key words: herring gull, *Larus argentatus,Wardium cirrosa*, localization in intestine, glycosidases, proteases.

SUMMARY

Herring gulls (*Larus argentatus*) from the Barents Sea (adult, nestling) have been studied. The intensity of invasion by *Wardium cirrosa* (Cestoda: Aploparaksidae) in adults and nestling varied within 2—119 (27.0±16.1) and 6—89 (40.0±14.5) respectively. *W. cirrosa* were localized in the distal department of the intestine of adult gulls and in the medial and distal regions of the intestine of nestlings. Activity of digestive enzymes (glycosidases and proteases) of mucosal in proximal, median, and distal regions of the intestine of uninfected and infected herring gulls has been detected. Activities of digestive enzymes in sites of localization of *W. cirrosa* in infested gulls changes in comparison with similar parameters in uninfected birds. Activities of glycosidases and proteases in the strobile and on the surface of the integument of *W. cirrosa* were measured. The impact of factors determining the location of the cestodes *W. cirrosa* in gastrointestinal tract of the herring gull was analyzed.